ISSN(e) 2244-8888

Pittieria 41
ENERO-DICIEMBRE 2017
págs. 134—156

ECOANATOMÍA XILEMÁTICA DE 21 ESPECIES DE LA FAMILIA RUBIACEAE EN VENEZUELA

WOOD ECOANATOMY IN 21 SPECIES OF RUBIACEAE FAMILY FROM VENEZUELA

por

WILLIAMS J. LEÓN H.[1]
DIMAS A. HERNÁNDEZ A.[2]
LEIXI V. GARCÍA[1]

1 Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Laboratorio de Anatomía de Maderas.
wleon@ula.ve; leixi_05@hotmail.com
2 Laboratorio de Fotogrametría y Sensores Remotos. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales.
Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.
dimash@ula.ve

RECIBIDO: septiembre 28 de 2017 / **ACEPTADO:** noviembre 22 de 2017

RESUMEN

Se presenta el estudio de las características anatómicas de los elementos xilemáticos de conducción para 21 especies de la familia Rubiaceae que crecen en cuatro zonas de vida de Venezuela: bosque seco tropical, bosque húmedo tropical, bosque pluvial premontano y bosque muy húmedo premontano. Las características estudiadas en cada zona de vida fueron porosidad, agrupación, diámetro y frecuencia de vasos, diámetro y tipo de punteaduras, longitud de elementos de los vasos y la presencia de traqueidas o células radiales perforadas. Se calcularon los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM). Se encontró que, independientemente de la zona de vida, los representantes de Rubiaceae tienden a desarrollar un sistema de conducción caracterizado por orientarse a la seguridad en el movimiento de líquidos (alta frecuencia y diámetro reducido de vasos, punteaduras pequeñas a diminutas, alta agrupación de vasos), con IV e IM inferiores al valor promedio reportado para las zonas de vida donde se desarrollan. Los valores de IV reflejan un comportamiento con alto grado o tendencias al xeromorfismo y solo el bosque pluvial premontano mostró valores de comportamiento mesomórfico.
PALABRAS CLAVE: Conducción xilemática, seguridad de conducción, xeromorfismo, zonas de vida.

ABSTRACT

A study of xylematic conductive elements in 21 species from Rubiaceae family growing in four life zones in Venezuela: tropical dry forest, tropical wet forest, rainy premontane forest and very wet premontane forest is presented. Studied features in each life zone are porosity, diameter and vessel frequency, intervessel pit diameter, intervessel pit type, vessel length element and presence of traqueids or perforated ray cells. Vulnerability (IV) and mesomorphic (IM) indexes are calculated. Rubiaceae family, in different life zones, shows a xylematic conductive system oriented to security in liquids movement (high vessel frequency, low diameter, minutes o small pits, high grouping vessels), with IV and IM lower to mean value for each life zone studied. IV shows a xeromorphic type in Rubiaceae and only in rainy premontane forest is observed a mesomorphic character.
KEY WORDS: Xylematic conductivity, securiy in conduction, xeromorphic type, life zones.

INTRODUCCIÓN

La familia Rubiaceae está representada por aproximadamente 637 géneros y 10800 especies que incluyen árboles, arbustos, lianas y plantas de porte herbáceo. Es una de las familias más grandes del grupo de las plantas con flores y posee una distribución cosmopolita aunque su área de distribución más importante es la región tropical. Pueden tener gran importancia como frutal (*Coffea arabica*), en la producción de quinina (*Cinchona*) y en el área de horticultura (*Gardenia, Ixora, Mussaenda, Pentas*) (Taylor *et al*. 2004). En Venezuela se han reportado un total de 107 géneros y 777 especies de las cuales 254 son endémicas y se distribuyen a través de toda la geografía nacional (Taylor 2005). Según Veillon (1994), la familia Rubiaceae se encuentra representada en la mayoría de las zonas de vida de Venezuela y sólo indica su ausencia en bosque espinoso tropical, bosque muy seco tropical, bosque muy seco premontano y bosque húmedo subalpino. Esta amplia distribución puede ser indicativa del desarrollo de caracteres que le permita adaptarse en diferentes condiciones ambientales para establecerse de manera exitosa en áreas que para muchos grupos taxonómicos se pueden presentar como limitantes. Scholz *et al*. (2013) señalan que los elementos xilemáticos de conducción (vasos y traqueidas) representan el sistema más importante de células para el movimiento de agua y sales minerales a largas distancias en las plantas y permiten una mejor comprensión de las adaptaciones funcionales a diferentes parámetros ambientales. Según Carlquist (2001), características como el diámetro, frecuencia y longitud de elementos de los vasos son de gran importancia en la eficiencia y seguridad de conducción. Estos caracteres son utilizados para calcular los índices de vulnerabilidad y mesomorfía y determinar el tipo de comportamiento (xeromórfico o mesomórfico) que presentan las plantas ante determinadas condiciones ambientales. Ewers (1985) indica que se han establecido correlaciones entre el diámetro de los vasos y el sitio donde crece la planta observándose que en condiciones con limitación en cuanto a cantidad de humedad disponible, como en los ambientes áridos, árticos o alpinos, se tienden a desarrollar elementos de conducción de diámetro reducido.

Con respecto a la familia Rubiaceae, es poca la información que se tiene desde el punto de vista ecoanatómico de la madera y por lo general se restringe a reportes en donde se incluyen especies de diferentes grupos taxonómicos que crecen en un área en particular (Carlquist & Hoekman 1985; Baas & Schweingruber 1987; Alves & Angyalossy-Alfonso 2000; Barros *et al*. 2006). En Venezuela, se ha incluido a la Rubiaceae en diferentes estudios ecoanatómicos (Pérez 1989; León 2005, 2013, 2016) y en éstos se ha determinado el comportamiento de diferentes grupos taxonómicos en un área pero no se ha visto cómo varía el comportamiento de especies pertenecientes a una misma familia, pero que crecen en áreas diferentes.

El objetivo del presente trabajo es estudiar el comportamiento ecoanatómico de especies de la familia Rubiaceae que crecen en diferentes zonas de vida, determinando las características de los elementos xilemáticos de conducción y calculando los índices de vulnerabilidad

y mesomorfía como guía para conocer la condición de xeromorfia o mesomorfía en cada zona de vida.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material de estudio está representado por muestras de madera de 21 especies de la familia Rubiaceae colectadas en diferentes localidades geográficas de Venezuela y que abarcan diferentes zonas de vida de acuerdo al sistema de clasificación de Holdridge ***(CUADRO 1)***. Para la ubicación de cada muestra en su respectiva zona de vida ***(FIGURA 1)*** se utilizó la información de los datos correspondientes a los voucher de las mismas disponibles en el Herbario MER "Carlos Liscano" y la xiloteca MERw de la Universidad de Los Andes y mediante procesos de georeferenciación y vectorización en el mapa de zonas de vida de Venezuela (Ewel *et al*. 1976) se logró la ubicación correspondiente y la determinación de la zona de vida donde fue colectada cada una de las muestras. Tanto la vectorización como la georeferenciación se realizó con el software SIG Qgis 2.18 y se diferenciaron tres áreas de estudio en las que se ubicaron cuatro zonas de vida: dos áreas en el oriente del país las cuales abarcaron los estados Bolívar ***(FIGURA 2)*** y Amazonas ***(FIGURA 3)*** y una tercera área al occidente del país ***(FIGURA 4)*** que abarcó sitios de colección en algunas localidades de los estados Barinas y Mérida. Las zonas de vida correspondientes a los puntos de localización de las muestras fueron las siguientes:

a) Bosque húmedo tropical: área con una precipitación promedio anual de 1800-3.800 mm y una biotemperatura superior a 24 °C, aunque en algunos casos puede ser de 22 °C y la relación evapotranspiración potencial/precipitación oscila entre 0,45 y 0,9; es decir que la cantidad de agua evapotranspirada (mm) anualmente puede variar entre casi la mitad hasta ser muy similar a la precipitación (mm), lo que indica un balance hídrico favorable. La formación se extiende desde el nivel del mar hasta 1.000 msnm (Ewel *et al*. 1976). En esta zona de vida se ubicaron un total de diez especies las cuales se distribuyeron tanto en el área oriental ***(FIGURA 2)*** como en el occidental ***(FIGURA 4)***.

b) Bosque seco tropical: es la zona de vida que cubre mayor extensión en el país. El promedio anual de precipitación es de 1.000-1.800 mm, aunque en zonas de altas temperaturas puede alcanzar valores de 1900 mm/año; la temperatura promedio anual varía entre 22 y 29 °C. La relación entre evapotranspiración potencial anual y lluvia puede variar de 0,9 hasta 2, lo que indica que la precipitación tiende a ser menor que la evapotranspiración potencial anual. Su límite altitudinal inferior es el nivel del mar y el límite superior se encuentra entre 400 y 1000 msnm, dependiendo de las condiciones de humedad (Ewel *et al*. 1976). Esta zona de vida se ubicó tanto al oriente ***(FIGURA 3)*** como al occidente del país ***(FIGURA 4)*** y se encontraron tres especies de las cuales *Amaioua guianensis* y *Genipa americana*, también están representadas en el bosque húmedo tropical.

CUADRO 1. Especies de Rubiaceae estudiadas en cuatro zonas de vida de Venezuela. Muestra de xiloteca, herbario, lugar de colección.

ESPECIE	MUESTRA DE XILOTECA Y HERBARIO (COLECTOR)	LUGAR DE COLECCIÓN
BOSQUE HÚMEDO TROPICAL		
Amaioua corymbosa	1- X110; Bernardi 1149 2- X6403; Ruíz Terán 4883	Pedraza La Vieja, Barinas; 200-400 msnm Carretera Panamericana, límites Mérida-Zulia; 150-300 msnm
A. guianensis	3- X1859; Breteler 4049 4- X2478; Breteler 3804	Vía Barinas-San Cristóbal, Barinas; 350 msnm Frontera Bolívar-Delta Amacuro, Bolívar; 320 msnm (61°44´W-8°4´N)
Bertieria guianensis	6- X4226; Breteler 3937 7- X4230; Breteler 4045	Vía Barinas-San Cristóbal, Barinas; 350 msnm Vía Barinas-San Cristóbal, Barinas; 350 msnm
Chomelia venezuelensis	8- X4228; Breteler 4017	Reserva Forestal Ticoporo, Barinas; 350 msnm (70°45´W-8°15´N)
Genipa americana	9- X267; Bernardi 2176	Bosque Caño Amarillo, paraje de Caño Zancudo, Mérida
G. elliptica	10- X1853; Breteler 3993	Vía Barinas-San Cristóbal, Barinas; 300 msnm
Pagamea panamensis	11- X4223; Breteler 3706	Vía Barinas-San Cristóbal, a 60 Km de Barinas, Barinas; 300 msnm
Rudgea crassiloba	12- X1854; Breteler 4016	R. F. Ticoporo, Barinas; 350 msnm (70°45´W – 8°15´N)
R. hostmaniana	13- X4305; De Brujin 953	Vía Barinas-San Cristóbal, Barinas; 350 msnm
Warszewiczia coccinea	14- X1857; Breteler 4043	Vía Barinas-San Cristóbal, Barinas; 350 msnm
BOSQUE SECO TROPICAL		
Amaioua guianensis	X6582; Ruíz Terán 4412	Isla de Ratón, río Orinoco, entre Samariapo y Boca de Vichada
Calycophyllum candidissimum	15- X130; Bernardi 1173 16- X2591; Bautista 175 17- X6367 León H.; ---	Bosques El Cachicamo y Sabana Nueva Libertad, Barinas; 100 msnm Bosque Caimital, Barinas; 170 msnm Bosque Caimital, Barinas; 170 msnm
Genipa americana	18- X6373 León H.; ---	Bosque Caimital, Barinas; 170 msnm
BOSQUE PLUVIAL PREMONTANO		
Cinchona pubescens	20- X5462, ---	Bosque La Mucuy, Mérida; 2500 msnm
Guettarda crispiflora	21- X25; Little 15306	Bosque La Mucuy, Mérida; 2300 msnm
BOSQUE MUY HÚMEDO PREMONTANO		
Calycophyllum venezuelense	23- X5217; Marcano Berti 27-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, entre Piedra La Virgen y salto El Dorado, Bolívar; 420-800 msnm
Cinchona pubescens	19- X4253; Breteler 4616	Carretera La Azulita, Mérida; 1.600 msnm
Cosmibuena grandiflora	24- X5219; Marcano Berti 31-981 25- X5237; Marcano Berti 65-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, entre Piedra La Virgen y Salto El Dorado, Bolívar; 420-800 msnm Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, Salto El Dorado, Bolívar; 1100-1220 msnm
Isertia hypoleuca	26- X5198; Marcano Berti 2-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, entre Km 88 y Piedra La Virgen, Bolívar; 180-420 msnm
Landenbergia lambertiana	30- X5258; Marcano Berti 124-981	Km 139 de Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, Bolívar; 1320 msnm
Psychotria berteroana	27- X5234; Marcano Berti 52-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, a 4 Km de Piedra La Virgen, Bolívar; 480 msnm
P. irwinii	28- X5227; Marcano Berti 41-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, entre Piedra La Virgen y Salto El Dorado, Bolívar; 420-800 msnm
P. poeppigiana	29- X5207; Marcano Berti 12-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, entre Km 88 y Piedra La Virgen, Bolívar; 180-420 msnm
Remijia densiflora	31- X5257; Marcano Berti 123-981	Vía El Dorado-Santa Elena de Uairén, alrededor del Km 139, Bolívar; 1.320 msnm

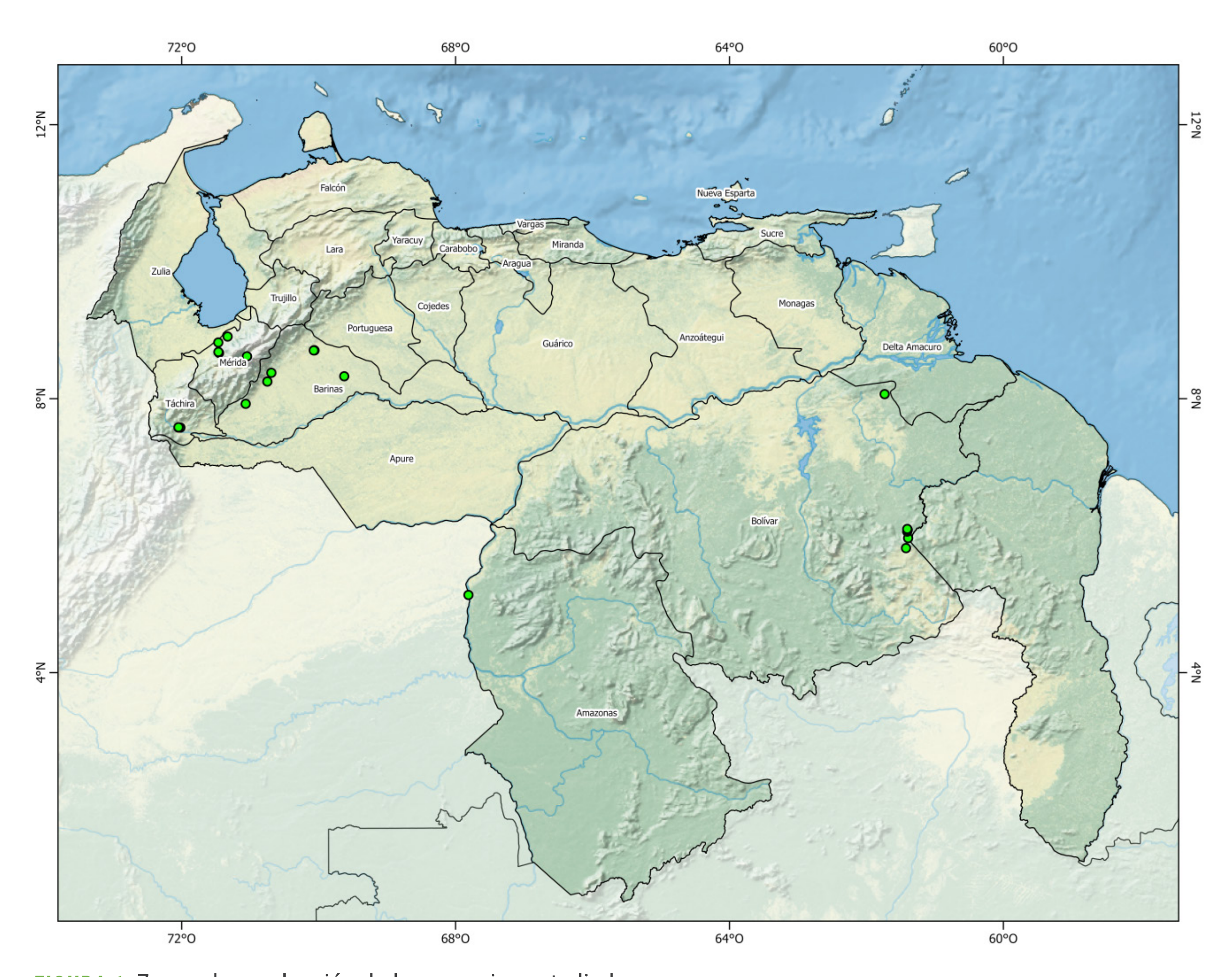


FIGURA 1. Zonas de recolección de las especies estudiadas.

c) Bosque muy húmedo premontano: tiene como límites climáticos generales una precipitación promedio anual de 2000-4000 mm y una temperatura de 18-24 °C/año; aunque esos valores pueden variar ligeramente con diferentes combinaciones temperatura-precipitación. La cantidad de precipitación es de dos a cuatro veces mayor que la evapotranspiración, tal como lo indica la relación evapotranspiración potencial/ precipitación (0,25-0,5). Se extiende desde 500 hasta 1.700 msnm aunque en algunas áreas de transición con bosque húmedo y muy húmedo tropical se ubica entre 200 y 500 msnm (Ewel *et al*. 1976). Nueve de las especies estudiadas se ubicaron en esta zona de vida y se encontró tanto al oriente ***(FIGURA 2)*** como en el occidente ***(FIGURA 4)*** de Venezuela.

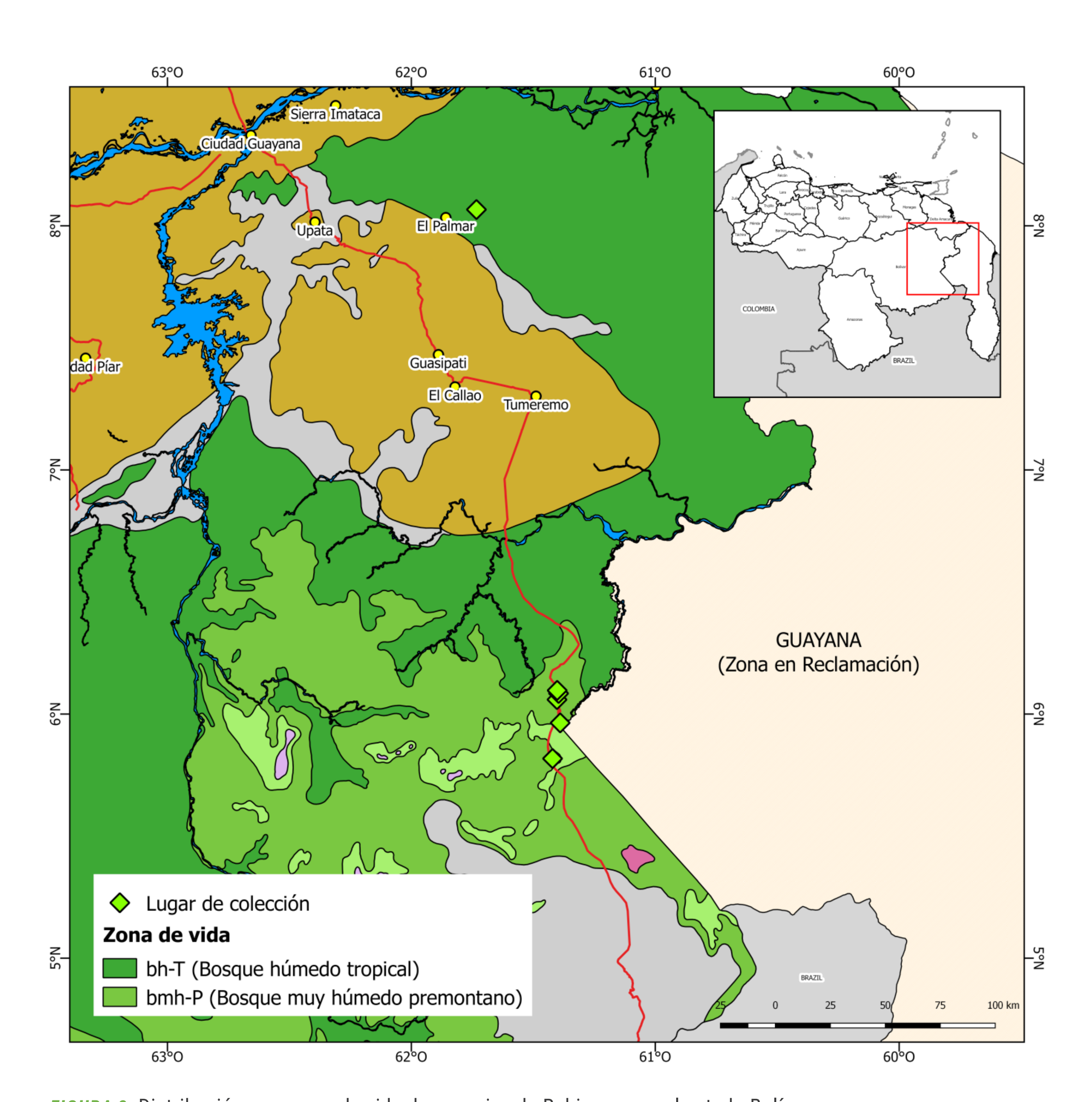


FIGURA 2. Distribución por zonas de vida de especies de Rubiaceae en el estado Bolívar.

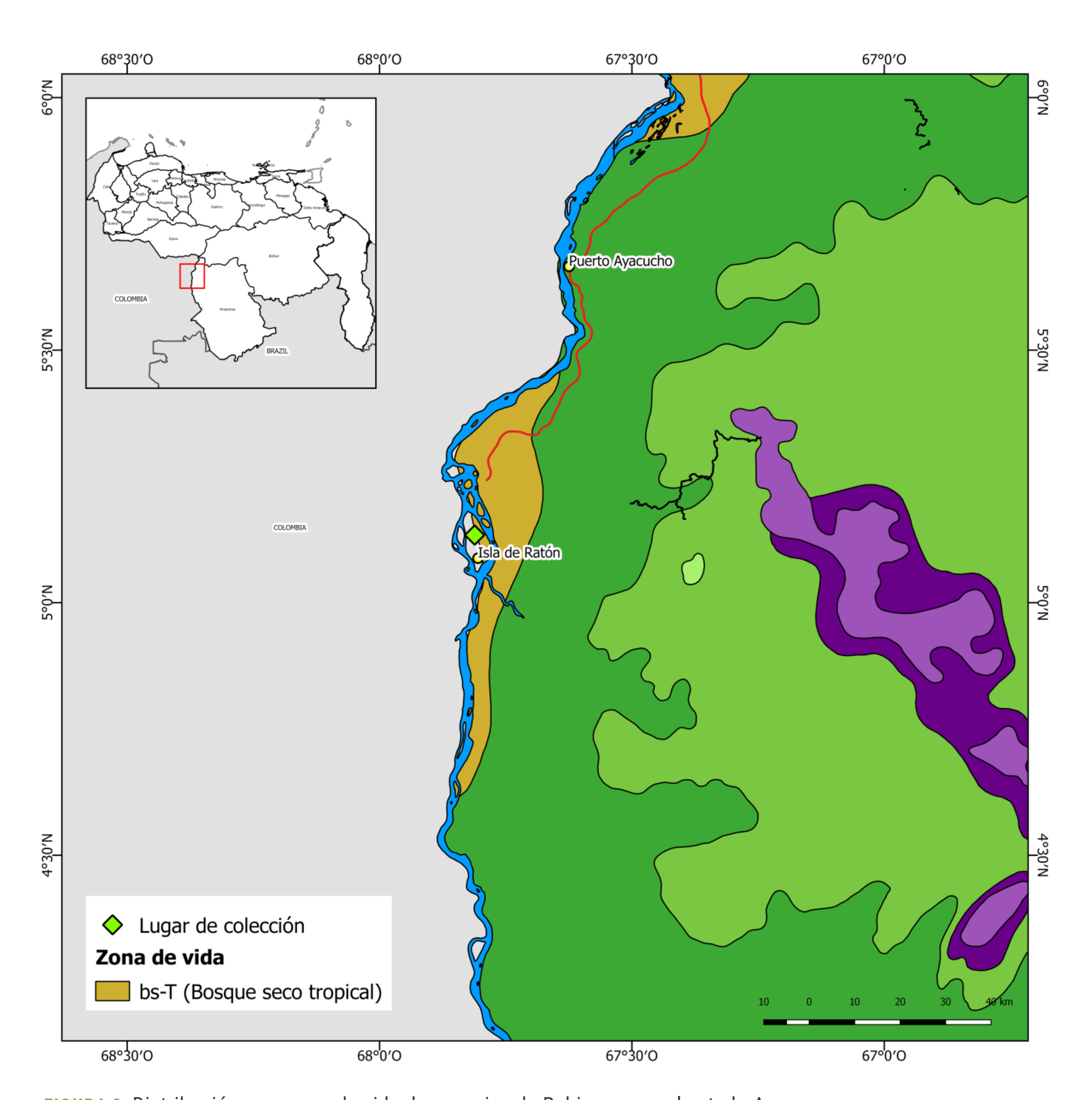


FIGURA 3. Distribución por zonas de vida de especies de Rubiaceae en el estado Amazonas.

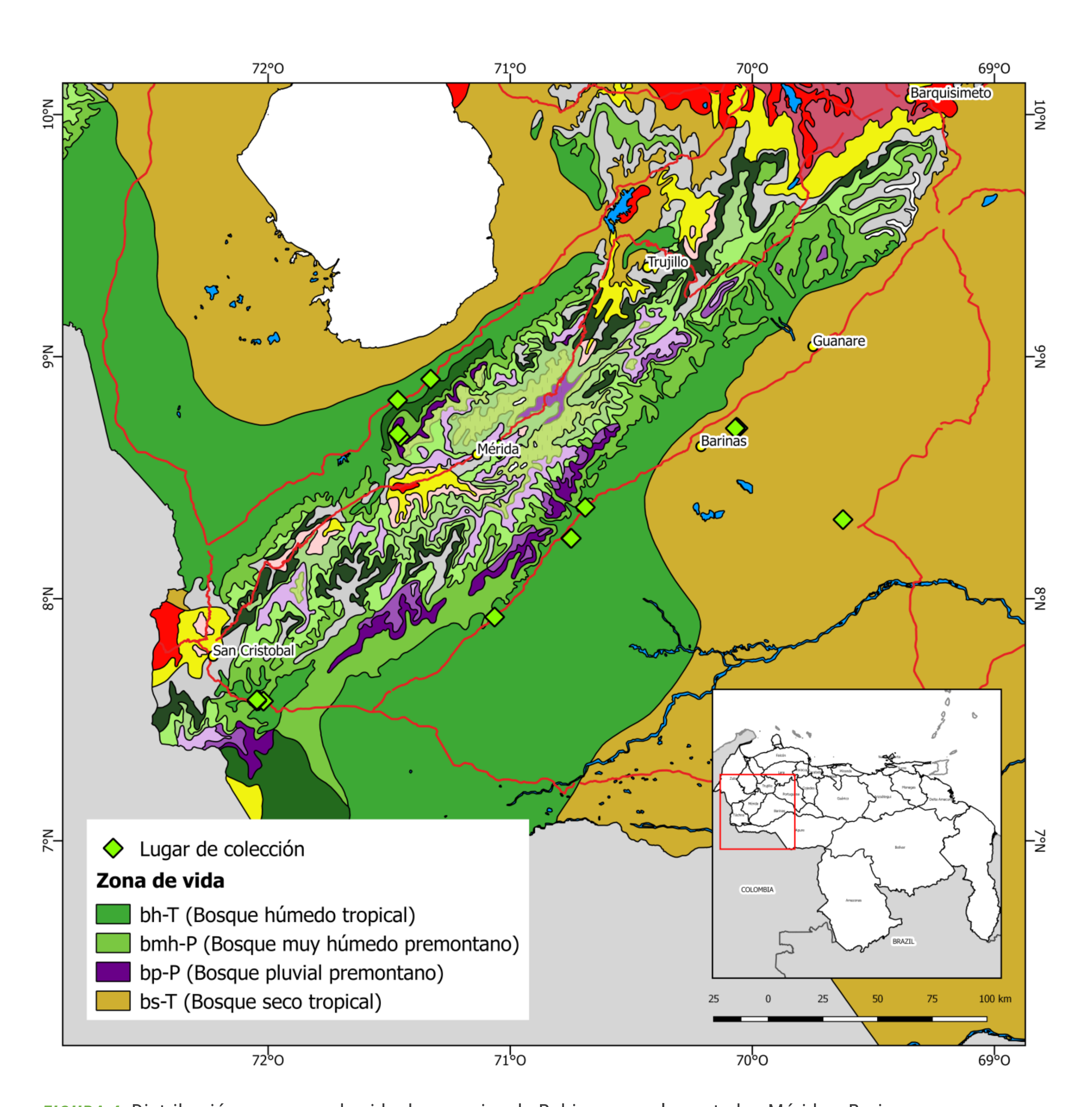


FIGURA 4. Distribución por zonas de vida de especies de Rubiaceae en los estados Mérida y Barinas.

d) Bosque pluvial premontano: el alto promedio anual de precipitación de esta zona de vida oscila entre 4000 y 8000 mm; la temperatura media anual está comprendida entre 18 y 24 °C y la evapotranspiración potencial anual es de 1000-1500 mm, es decir que la relación evapotranspiración/precipitación es menor de 0,25 (Ewel *et al*. 1976). Esta zona de vida se encontró en el occidente del país (*FIGURA 4)* e incluyó dos de las especies estudiadas y una de ellas (*Cinchona pubescens*) también se encontró representada en el bosque muy húmedo premontano.

Se procedió a la preparación de material para el estudio de las características cualitativas y cuantitativas de los elementos xilemáticos de conducción. Las características a estudiar son las indicadas por IAWA Committee (1989):

a) Vasos (porosidad, disposición, agrupación, tamaño, frecuencia, tipo de placa de perforación, longitud de los elementos de vasos, tipo y tamaño de punteaduras intervasculares).
b) Traqueidas: presencia y tipo (vasicéntricas, vasculares)
c) Células radiales perforadas: presencia.

La preparación del material de estudio se realizó siguiendo los procedimientos convencionales de microtecnia xilemática: de cada muestra se extrajeron cubos de madera de aproximadamente 1,5 cm^3 y se sometieron a un procedimiento de ablandamiento en agua hirviendo por tiempos que variaron entre 4 y 36 h dependiendo del grado de dureza de la madera. Se realizó el corte de secciones transversales, tangenciales y radiales, de 25-30 µm de espesor con un micrótomo de deslizamiento; dichas secciones fueron sumergidas en una solución de safranina (2-3 h) para su respectiva tinción; se deshidrataron y aclararon mediante baños sucesivos en alcohol al 50 % (15 min), 70 % (15 min), 75 % (15 min), 95 % (2-3 h), una mezcla alcohol-xilol (1:1, 20 min) y xilol (2-3 h). Finalmente se hizo el respectivo montaje usando resina sintética. Para la medición de la longitud de elementos de los vasos se preparó tejido macerado sumergiendo astillas de madera en una solución de peróxido de hidrógeno y ácido acético (1:1), las cuales se colocaron en estufa (60 °C, 12 h). Los elementos celulares fueron individualizaron mediante fricción mecánica, teñidos con safranina y montados haciendo uso de bálsamo de Canadá. En la determinación de características cuantitativas (frecuencia y diámetro de vasos, diámetro de punteaduras, longitud de elementos de los vasos) se siguieron los procedimientos indicados en IAWA Committee (1989). Se realizó un análisis de varianza y la respectiva prueba de comparación de medias (Tukey, $\alpha = 0,01$) para determinar si existían diferencias estadísticamente significativas entre las especies dentro de cada zona de vida y entre las zonas de vida estudiadas. Se calcularon los índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) propuestos por Carlquist (1977) para cada uno de los individuos estudiados:

IV = Frecuencia de vasos/Diámetro de vasos
IM = IV * Longitud de elementos de los vasos
Con los valores de IV e IM se determinó el tipo de comportamiento de cada especie de acuerdo a lo indicado por Carlquist (1977):
IV < 1; IM < 75: comportamiento xeromórfico
IV > 1; IM > 200: comportamiento mesomórfico.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las zonas de vida donde se concentró mayor cantidad de especies fueron el bosque húmedo tropical (diez especies) y bosque muy húmedo premontano (nueve especies); mientras que hacia el bosque seco tropical y bosque pluvial premontano, la cantidad de especies se reduce a tres y dos respectivamente.

Con respecto a las características de los elementos de conducción, en las **CUADROS 2** y **3** se presentan las características cualitativas y cuantitativas, respectivamente, para cada especie y zona de vida donde se desarrolla.

A nivel de características cualitativas ***(CUADRO 2)***, todas las especies, independientemente de la zona de vida donde se desarrolla, se caracterizaron por presentar porosidad difusa, vasos sin patrón definido de disposición, punteaduras intervasculares alternas, circulares a ovaladas. En cuanto a la agrupación de vasos, se presentó una combinación de vasos solitarios y múltiples radiales; en algunos casos predominaron los vasos múltiples y en otros los solitarios, siendo el caso más significativo el de *Landenbergia lambertiana* donde se presentaron vasos exclusivamente solitarios. Las placas de perforación son simples aunque en cinco especies (*Pagamea panamensis, Rudgea hostmaniana, Cinchona pubescens, Psychotria berteroana, Remijia densiflora*) se presentaron algunas placas de perforación múltiples, pero se mantuvo la predominancia de las simples. En ninguna de las especies se encontraron traqueidas como elemento subsidiario de conducción; mientras que la presencia de células radiales perforadas se observó en un total de diez especies distribuidas en tres de las cuatro zonas de vida estudiadas. En general, las características cualitativas de los elementos xilemáticos de conducción coinciden con lo reportado por Koek-Noorman (1969a,b, 1970), Lens *et al*. (2000), Jansen *et al*. (2002) y León (2011); aunque Koek-Noorman (1969a,b) no menciona sobre la presencia de células radiales perforadas y, con respecto a las placas de perforación escalariformes, sólo las indica para *Retiniphyllum laxiflorum*. Sin embargo, Koek-Noorman (1970) reporta la presencia de células radiales perforadas en algunas especies entre las cuales se incluyen *Calycophyllum candidissimum* y *Cinchona pubescens*; mientras que Baldin & Cardoso (2015) hacen mención al desarrollo de células perforadas en *Calycophyllum candidissimum*. Lens *et al*. (2000) también señalaron la presencia de células radiales perforadas en algunas especies de los géneros *Rytigynia*, *Canthium* y *Vangueria* (tribu Vanguerieae); mientras que Jansen *et al*. (2002) indicaron que este tipo de células se encuentra ampliamente distribuida en la familia Rubiaceae pero no indica los géneros o especies donde las mismas se presentan. Con respecto a la presencia de traqueidas, no se observaron en ninguna de las especies estudiadas, lo cual concuerda con lo reportado por Koek Noorman (1969a,b; 1970), Lens *et al.* (2000) y León (2011). No obstante,

Jansen *et al.* (2002) mencionaron que este tipo de elemento conductivo se encuentra presente en muchos géneros de Rubiaceae pero sin indicar en cuáles de ellos observaron este tipo de células.

Con respecto a las características cuantitativas ***(CUADRO 3)***, en líneas generales, se observó una alta frecuencia de vasos, con diámetro reducido, punteaduras intervasculares diminutas a pequeñas y longitud de elementos de los vasos medianos. La frecuencia de vasos fue la característica cuantitativa que mostró mayor variación, oscilando entre un valor mínimo de 11 vasos/mm^2 en un individuo de *Cosmibuena grandiflora* y un máximo de 187 en *Psychotria poeppigiana* y ambos valores se presentaron en individuos colectados en una misma zona de vida (bosque muy húmedo premontano). Tomando en consideración las categorías establecidas por IAWA Committee (1989), la distribución de frecuencias de vasos ***(FIGURA 5)*** en los bosques húmedo y seco tropical se concentraron en la categoría IV (40-100 vasos/mm^2), mientras que en los bosques pluvial premontano y muy húmedo premontano, la mayor cantidad de frecuencias corresponden a la categoría III (20-40 vasos/mm^2). En relación al diámetro de vasos, el comportamiento más común fue el desarrollo de vasos pequeños, con diámetros inferiores a 100 mm, ubicándose en la categoría II (50-100 µm) de IAWA Committee (1989), con la excepción del bosque pluvial premontano donde las dos especies estudiadas en esa zona de vida se ubicaron en la categoría III (100-200 µm) ***(FIGURA 6)***. En los bosques seco tropical y pluvial premontano, aunque se trató de un número reducido de especies, se observó que las mismas muestran un comportamiento homogéneo de acuerdo a la prueba de Tukey (α = 0,01); mientras que en los bosques húmedo tropical y muy húmedo premontano; aunque las especies estudiadas se concentraron dentro de dos categorías de tamaño de vasos, se formaron cuatro grupos que muestran diferencias estadísticamente significativas entre sí (Tukey, α = 0,01). El tamaño de las punteaduras intervasculares se ubicó en las categorías I (diminutas) y II (pequeñas) de IAWA Committee (1989). En el bosque húmedo tropical predominaron las especies con punteaduras pequeñas ***(FIGURA 7)***; mientras que en el bosque seco tropical, muy húmedo tropical y pluvial premontano predominaron las especies con punteaduras diminutas ***(FIGURA 7)***. A nivel de las especies representadas en cada zona de vida, con la excepción del bosque pluvial premontano, las mismas mostraron diferencias estadísticamente significativas (α = 0,01). La longitud de elementos de los vasos, independientemente de la zona de vida, se ubicó en la categoría II (350-800 µm) de IAWA Committee (1989). Sólo en el bosque muy húmedo montano se encontraron algunas especies en la categoría I (< 350 µm) ***(FIGURA 8)***. Dentro de cada zona de vida, a pesar de la poca variación en cuanto a las categorías donde se ubican las especies estudiadas, el comportamiento entre especies si manifestó variación de acuerdo a lo indicado por la prueba de Tukey (α = 0,01).

El índice de vulnerabilidad (IV) se caracterizó por mostrar valores bajos donde predominan los comportamientos de tipo xeromórfico. Por lo general, los mayores valores se presentaron en las zonas de vida de bosque pluvial

CUADRO 2. Características cualitativas de los elementos xilemáticos de conducción para especies de Rubiaceae en bosque

ESPECIE	POROSIDAD	DISPOSICIÓN	AGRUPACIÓN	P
				BOSQUE HÚMEDO
Amaioua corymbosa	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-6	
A. guianensis	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-4 (-6)	
Bertieria guianensis	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-3; predom. solitarios	
Chomelia venezuelensis	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-4 (-5); predom. múltiples	
Genipa americana	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, algunos múltiples radiales de 2-3	
Guettarda elliptica	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-6 (-8)	
Pagamea panamensis	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-3 (-4)	Simples; ocas
Rudgea crassiloba	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-5 (-7)	
R. hostmaniana	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-5 (-6)	Si
Warszewiczia coccinea	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-5 (-6)	
				BOSQUE SECO T
Amaioua guianensis	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-4 (-6)	
Calycophyllum candidissimum	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-6; predom. múltiples	
Genipa americana	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, algunos múltiples radiales de 2-3	
				BOSQUE PLUVIAL PR
Cinchona pubescens	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-5)	
Guettarda crispiflora	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-6)	
				BOSQUE MUY HÚMEDO
Calycophyllum venezuelense	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, pred. múltiples radiales de 2-5 (-8)	
Cinchona pubescens	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios (pocos), múltiples radiales de 2-4 (-5)	Simples; alg
Cosmibuena grandiflora	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-3 (-4)	
Isertia hypoleuca	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2; predom. solitarios	
Landenbergia lambertiana	Difusa	Sin patrón definido	Exclusivamente solitarios	
Psychotria berteroana	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-4 (-5); predom. múltiples	Simples; a
P. irwinii	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-5 (-8); predom. múltiples	
P. poeppigiana	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2-5	
Remijia densiflora	Difusa	Sin patrón definido	Solitarios, múltiples radiales de 2 (-3)	Simples con algun

húmedo tropical, bosque seco tropical, bosque pluvial montano y bosque muy húmedo premontano.

LACA DE PERFORACIÓN	PUNTEADURAS INTERVASCULARES	TRAQUEIDAS	CÉLULAS RADIALES PERFORADAS
TROPICAL			
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
sionalmente escalariformes (una barra)	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
imples; algunas reticuladas	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
ROPICAL			
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
REMONTANO			
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
PREMONTANO			
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
unas escalariformes de cuatro barras	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
algunas escalariformes (una barra)	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
Simples	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Ausentes
as escalariformes (3-7 barras) y reticuladas	Alternas, circulares a ovaladas	Ausentes	Presentes

CUADRO 3. Características cuantitativas de los elementos xilemáticos de conducción e índices de vulnerabilidad (IV) y meso
seco tropical, pluvial montano y muy húmedo premontano.

ESPECIE	VASOS/mm²	DIÁMETRO VASOS (µm)	DIÁMETRO PUNTEADURAS (µm)
			BOSQUE HÚMEDO TROPICAL
Amaioua corymbosa	17-33 (25)	(60) 81,8^{d} ± 12,279 (110) n = 50; CV = 15,01 %	(2,5) 2,812^{a} ± 0,555 (3,75) n = 20; CV = 17
A. guianensis	32-57 (44,5)	(45) 67,3^{c} ± 12,28 (85) n = 50; CV = 18,25 %	(2,5) 3,375^{a,b} ± 0,588 (3,75) n = 20; CV = 1
Bertieria guianensis	56-70 (63)	(25) 39,9^{a} ± 5,1 (50) n = 50; CV = 12,78 %	(3,75) 4,141^{b,c} ± 0,598 (5) n = 16; CV = 14
Chomelia venezuelensis	99	(45) 54,2^{b} ± 5,14 (65) n = 25; CV = 9,48 %	(3,75) 4,0^{b,c} ± 0,527 (5) n = 10; CV = 13,1
Genipa americana	19	(70) 89,4^{d} ± 10,34 (110) n = 25; CV = 11,57 %	(3,75) 4,75^{c,d} ± 0,791 (6,25) n = 10; CV = 1
Guettarda elliptica	83	(45) 57,2^{b} ± 7,083 (75) n = 25; CV = 12,38 %	(3,75) 5,125^{d} ± 0,922 (6,25) n = 10; CV = 1
Pagamea panamensis	94	(30) 40,0^{a} ± 5,204 (50) n = 25; CV = 13,01 %	(3,75) 3,75^{a,b} ± 0,0 (3,75) n = 10; CV = 0,
Rudgea crassiloba	106	(30) 38,8^{a} ± 4,848 (45) n = 25; CV = 12,49 %	(2,5) 3,375^{a,b} ± 0,604 (3,75) n = 10; CV = 1
R. hostmaniana	123	(35) 44,0^{a} ± 5,773 (55) n = 25; CV = 13,12 %	(2,5) 2,875^{a} ± 0,604 (3,75) n = 10; CV = 21
Warszewiczia coccinea	59	(55) 70,8^{c} ± 9,861 (95) n = 25; CV = 13,93 %	(2,5) 3,375^{a,b} ± 0,604 (3,75) n = 10; CV = 1
			BOSQUE SECO TROPICAL
Amaioua guianensis	48	(50) 61,8^{a} ± 7,199 (75) n = 25; CV = 11,65 %	(3,75) 4^{a} ± 0,527 (5) n = 10; CV = 13,17
Calycophyllum candidissimum	64-131 (97)	(45) 64,133^{a} ± 8,235 (85) n = 75; CV = 12,84 %	(2,5) 3,75^{a} ± 0,569 (5) n = 30; CV = 15,1
Genipa americana	30	(50) 63,8^{a} ± 8,93 (80) n = 25; CV = 13,997 %	(3,75) 4,875^{b} ± 0,71 (6,25) n = 10; CV = 14
			BOSQUE PLUVIAL PREMONTANO
Cinchona pubescens	22	(85) 118,2^{a} ± 16,449 (145) n = 25; CV = 13,92 %	(5) 5,625^{a} ± 0,659 (6,25) n = 10; CV = 11,
Guettarda crispiflora	23	(95) 124,8^{a} ± 22,476 (175) n = 25; CV = 18,01 %	(6,25) 6,675^{a} ± 0,59 (7,5) n = 10; CV = 8,
			BOSQUE MUY HÚMEDO PREMONTANO
Calycophyllum venezuelense	40	(70) 83,0^{d}± 9,879 (105) n = 25; CV = 11,9 %	(5) 5,5^{c} ± 0,645 (6,25) n = 10; CV = 11,7
Cinchona pubescens	27	(65) 80,4^{d}± 12,576 (110) n = 25; CV = 15,64 %	(2,5) 3,375^{a}± 0,604 (3,75) n = 10; CV = 17
Cosmibuena grandiflora	11-17 (14)	(55) 83,5^{d} ± 16,389 (120) n = 50; CV = 19,63 %	(2,5) 3,687^{a,b} ± 0,949 (5) n = 20; CV = 25,
Isertia hypoleuca	26	(70) 89,0^{d} ± 13,617 (125) n = 25; CV = 15,3 %	(3,75) 4,875^{c} ± 0,709 (6,25) n = 10; CV = 1
Landenbergia lambertiana	18	(55) 82,6^{d} ± 11,284 (100) n = 25; CV = 13,66 %	(5) 5,357^{c} ± 0,61 (6,25) n = 7; CV = 11,3
Psychotria berteroana	35	(40) 55,0^{b,c} ± 5,59 (65) n = 25; CV = 10,16 %	(3,75) 4,75^{b,c} ± 0,527 (5) n = 10; CV = 11
P. irwinii	59	(35) 45,2^{a,b} ± 5,299 (55) n = 25; CV = 11,72 %	(3,75) 3,75^{a,b} ± 0,0 (3,75) n = 10; CV = 0,
P. poeppigiana	187	(30) 39,6^{a} ± 4,77 (50) n = 25; CV = 12,04 %	(2,5) 3,25^{a} ± 0,645 (3,75) n = 10; CV = 19
Remijia densiflora	61	(40) 58,8^{c} ± 6,658 (75) n = 25; CV = 11,32 %	(3,75) 3,75^{a,b} ± 0,0 (3,75) n = 10; CV = 0,

omorfía (IM) para especies de Rubiaceae en bosque húmedo tropical,

	LEV (µm)	IV, IM
,74 %	(170) 430,9^{a} ± 118,05 (660) n = 50; CV = 27,4 %	3,272 1409,9
7,42 %	(260) 507,7^{a,b,c} ± 117,43 (780) n = 50; CV = 23,13 %	1,512 767,8
,44 %	(190) 713,4^{d} ± 274,56 (1450) n = 47; CV = 38,49 %	0,633 451,82
75 %	(220) 412,8^{a} ± 133,8 (770) n = 25; CV = 32,41 %	0,547 225,9
6,65 %	(315) 487^{a,b} ± 105,06 (680) n = 25; CV = 21,57 %	4,705 2291,5
7,99 %	(170) 540,4^{a,b,c} ± 141,06 (740) n = 25; CV = 26,1 %	0,689 372,4
,0 %	(265) 508,4^{a,b,c} ± 151,64 (795) n = 25; CV = 29,83 %	0,425 216,3
7,9 %	(260) 542,2^{a,b,c} ± 109,91 (755) n = 25; CV = 20,27 %	0,366 198,5
,01 %	(345) 607^{b,c,d} ± 143,53 (875) n = 25; CV = 23,65 %	0,358 217,1
7,9 %	(410) 653^{c,d} ± 165,4 (940) n = 25; CV = 25,33 %	1,2 783,6
5 %	(270) 520,6^{a,b} ± 103,54 (670) n = 25; CV = 19,89 %	1,287 670,3
7 %	(205) 538,27^{b} ± 155,83 (860) n = 75; CV = 28,95 %	0,661 355,9
,56 %	(250) 433^{a} ± 120,86 (710) n = 25; CV = 27,91 %	2,127 920,8
71 %	(370) 631^{a} ± 177,86 (970) n = 25; CV = 28,19 %	5,373 3390,2
84 %	(500) 706^{a} ± 144,17 (975) n = 25; CV = 20,42 %	5,426 3830,8
3 %	(420) 689,2^{a,b} ± 139,99 (930) n = 25; CV = 20,31 %	2,075 1430,1
7,9 %	(340) 664,4^{a,b} ± 194,6 (1055) n = 25; CV = 29,29 %	2,978 1978,4
74 %	(320) 567,4^{a} ± 173,38 (1170) n = 50; CV = 30,56 %	5,934 3384,1
4,54 %	(270) 751^{b,c} ± 201,76 (1240) n = 25; CV = 26,86 %	3,423 2570,7
9 %	(330) 584,8^{a,b} ± 151,8 (1000) n = 25; CV = 25,96 %	4,589 2683,6
,9 %	(350) 729,2^{a,b,c} ± 182,05 (1080) n = 25; CV = 24,97 %	1,571 1145,9
,0 %	(345) 877,4^{c} ± 253,18 (1400) n = 25; CV = 28,86 %	0,766 672,2
,85 %	(240) 626,87^{a,b} ± 168,26 (890) n = 24; CV = 26,84 %	0,212 132,7
,0 %	(455) 719,2^{a,b,c} ± 167,27 (1120) n = 25; CV = 23,26 %	0,964 693,3

NOTA: letras similares representan grupos estadísticamente similares de acuerdo a análisis de varianza y prueba de diferencia de medias (Tukey, α = 0,01).

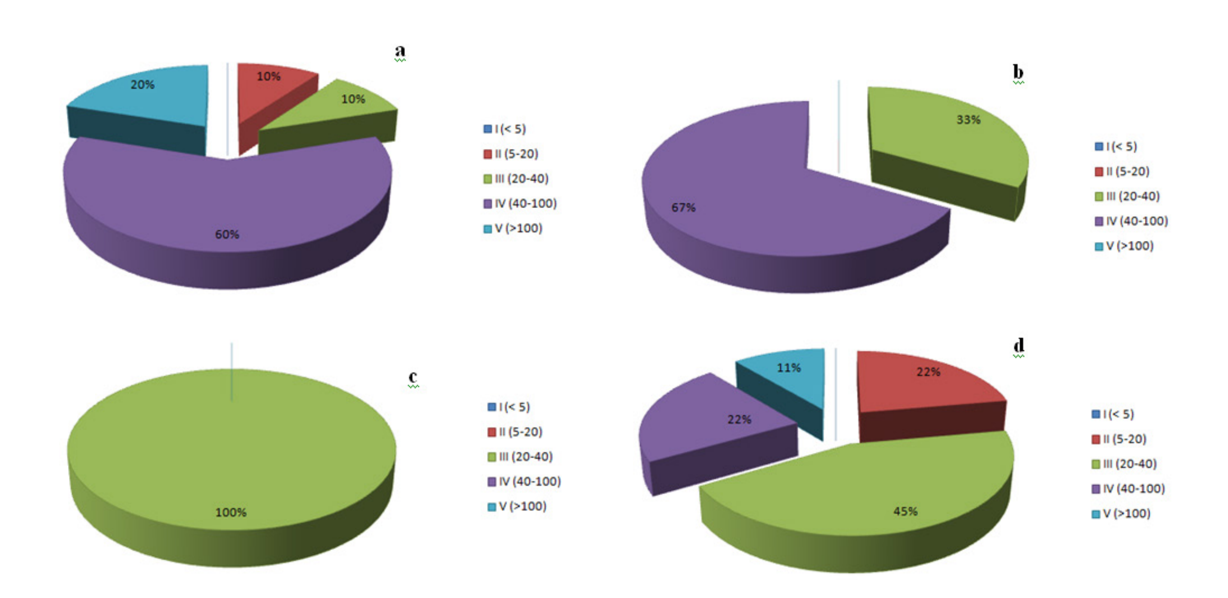


FIGURA 5. Distribución porcentual de frecuencia de vasos (vasos/mm^2) por categorías (IAWA Committee 1989) para especies de Rubiaceae en bosques húmedo tropical **(a)**, seco tropical **(b)**, pluvial premontano **(c)** y muy húmedo premontano **(d)**.

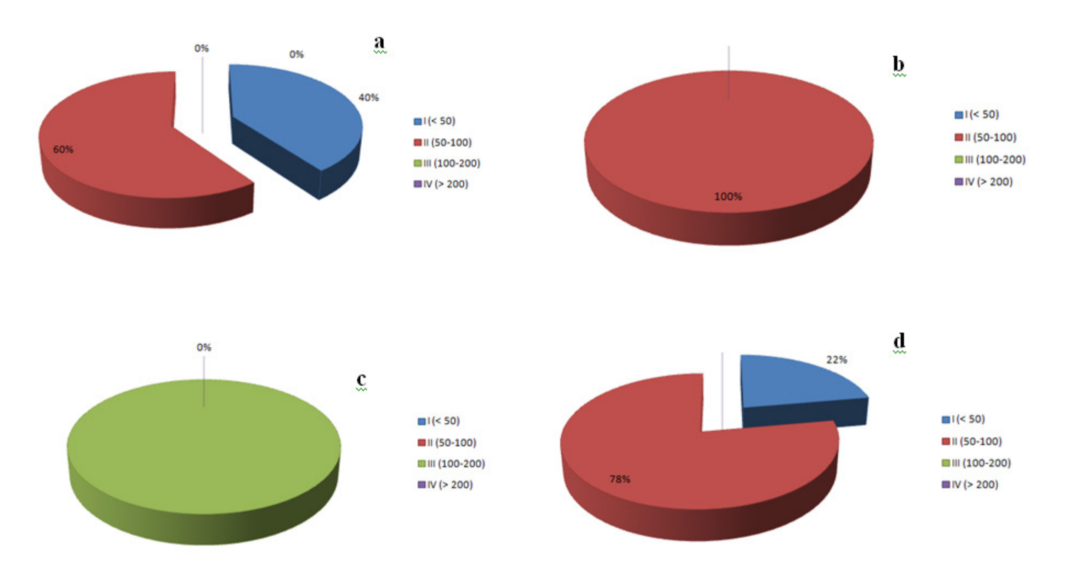


FIGURA 6. Distribución porcentual de diámetro de vasos (µm) por categorías (IAWA Committee 1989) para especies de Rubiaceae en bosques húmedo tropical **(a)**, seco tropical **(b)**, pluvial premontano **(c)** y muy húmedo premontano **(d)**.

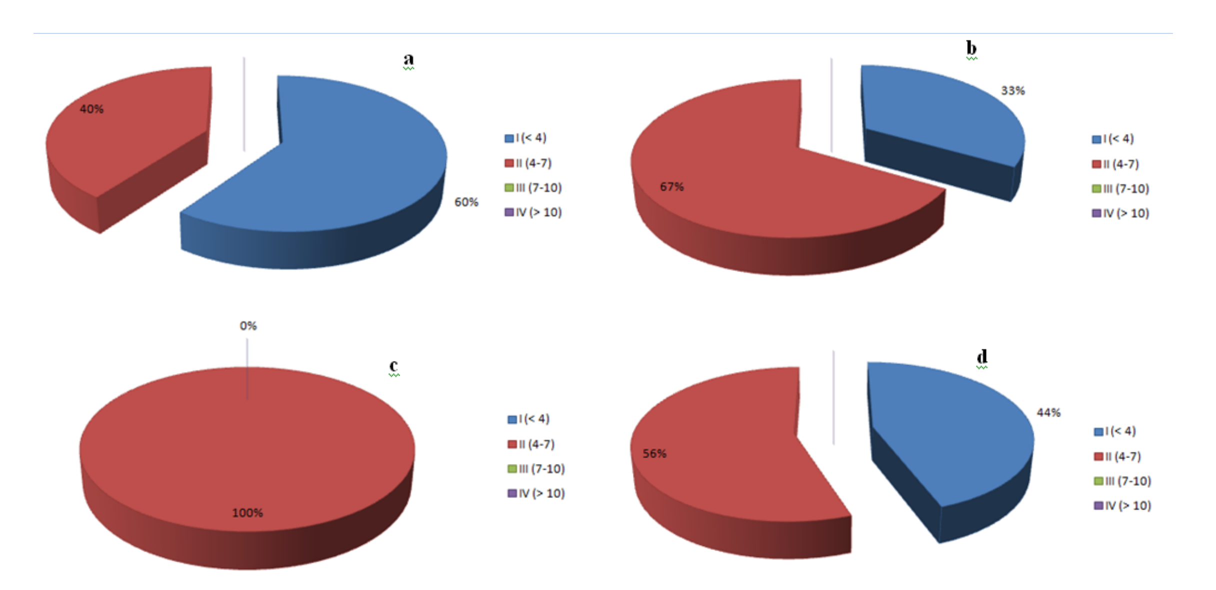


FIGURA 7. Distribución porcentual de diámetro de punteaduras (μm) por categorías (IAWA Committee 1989) para especies de Rubiaceae en bosques húmedo tropical **(a)**, seco tropical **(b)**, pluvial premontano **(c)** y muy húmedo premontano **(d)**.

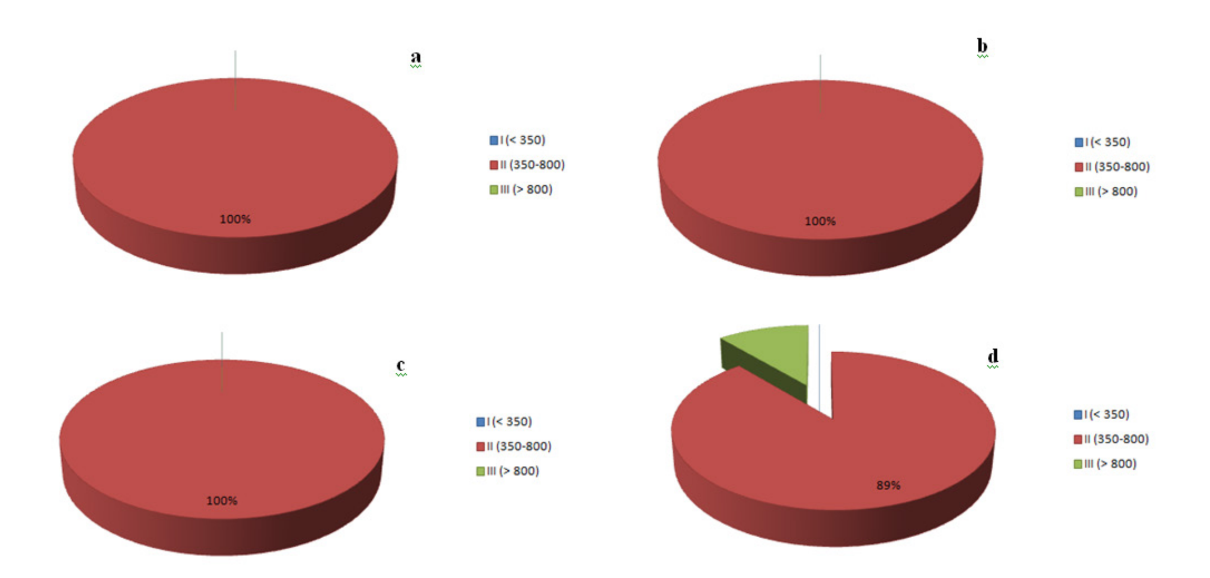


FIGURA 8. Distribución porcentual de longitud de elementos de los vasos (μm) por categorías (IAWA Committee 1989) para especies de Rubiaceae en bosques húmedo tropical **(a)**, seco tropical **(b)**, pluvial premontano **(c)** y muy húmedo premontano **(d)**.

premontano y bosque muy húmedo premontano; sin embargo en esta última zona de vida también se presentaron especies con bajos valores. Carlquist (1977) indica que IV < 1 son indicativos de un comportamiento altamente xeromórfico mientras que Scholz *et al.* (2013) señalaron que IV > 3 ya tienden a representar comportamiento mesomórfico. En la zona de vida de bosque húmedo tropical, el 60 % de las especies mostraron IV < 1 y sólo un 20 % mostró valores que indicaran tendencia a mesomorfismo (*FIGURA 9*), siendo el máximo valor el observado en *Genipa americana* (IV = 4,705). En general, el valor promedio de IV para esta zona de vida alcanzó el valor de 0,91. Para el bosque seco tropical, los valores de IV oscilaron entre 0,661 (*Calycophyllum candidissimum*) y 2,127 (*Genipa americana*) lo que indica comportamientos que van desde tendencia (IV > 1 y < 3) hasta un alto grado de xeromorfismo (IV < 1). El valor promedio se ubicó en 0,86. Para el bosque pluvial premontano se muestran comportamientos mesomórficos, con valores de IV que oscilaron entre 5,373 y 5,426. Por otra parte, el bosque muy húmedo premontano tuvo un comportamiento similar al bosque húmedo tropical en el sentido que se encontraron especies con alto grado de xeromorfismo (33,3 % de las especies), con tendencia al xeromorfismo (33,3 %) y especies mesomórficas (33,3 %) (*FIGURA 9*) con un valor promedio que señala tendencia a xeromorfismo (1,46).

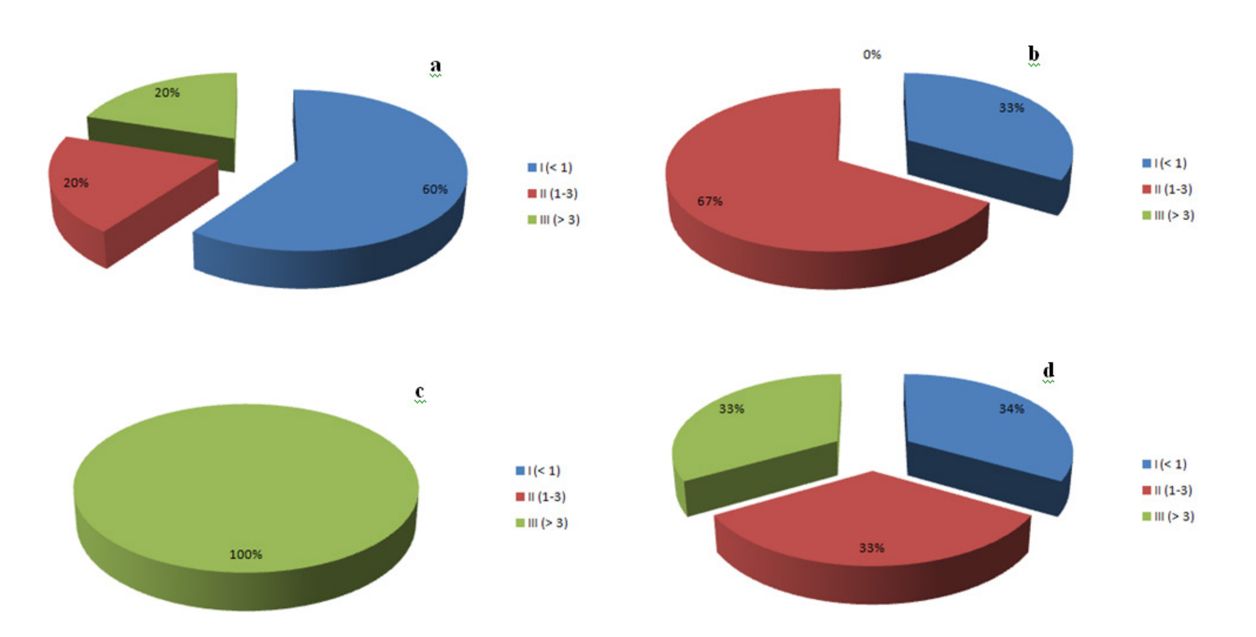


FIGURA 9. Distribución porcentual por categorías de índice de vulnerabilidad para especies de Rubiaceae en bosques húmedo tropical **(a)**, seco tropical **(b)**, pluvial premontano **(c)** y muy húmedo premontano **(d)**.

Los valores del índice de mesomorfía (IM) muestran comportamientos mesomórficos según lo indicado por Carlquist (1977) quien señala que IM < 75 refleja un alto grado de xeromorfismo mientras que IM > 200 corresponde a comportamiento mesomórfico. Todas las especies estudiadas mostró valores de IM > 200, con la excepción de *Rudgea crassiloba* (IM = 198,5). Tomando en consideración el valor promedio de IV e IM por zona de vida ***(CUADRO 4)***, los valores más bajos lo presentaron el bosque húmedo tropical y el bosque seco tropical, mientras que el valor más alto se observó en el bosque pluvial premontano. El bosque muy húmedo premontano presentó valores intermedios respecto a las otras zonas de vida. Al establecer comparaciones entre lo observado para especies de Rubiaceae ***(CUADRO 4)*** con el valor promedio encontrado para diferentes zonas de vida en Venezuela ***(CUADRO 5)*** se encontró que el comportamiento de Rubiaceae presentó, por lo general, una mayor frecuencia y menor diámetro de vasos, especialmente en lo correspondiente al bosque húmedo y seco tropical. La frecuencia de vasos de Rubiaceae se incrementa con respecto al promedio general de bosque húmedo y seco tropical 5,25 y 7,22 veces respectivamente; mientras que el diámetro de vasos disminuye, para esas mismas zonas de vida, en 2,6 y 2,29 veces. Ese incremento en frecuencia y disminución en diámetro de vasos también se manifiesta en reducciones del índice de vulnerabilidad. En general, para los bosques húmedo y seco tropical, el IV alcanzó valores aproximados de 46 mientras que Rubiaceae en esas zonas de vida tiene valores de 0,86-0,91; es decir que mientras la mayoría de las especies de los bosques húmedo y seco tropical desarrollan un comportamiento claramente mesomórfico; los

CUADRO 4. Valores promedio de frecuencia y diámetro de vasos, diámetro de punteaduras, longitud de elementos de los vasos (LEV) e índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) para especies de Rubiaceae en cuatro zonas de vida de Venezuela.

ZONA DE VIDA	VASOS/ mm^2	DIÁMETRO VASOS (µm)	DIÁMETRO PUNTEADURAS (µm)	LEV (µm)	IV, IM
Bosque húmedo tropical	65,23	(25) $59{,}415^{a}$ ± 19,384 (110) n = 325; CV = 32,62 %	(2,5) $3{,}671^{a}$ ± 0,918 (6,25) n = 126; CV = 25,01 %	(170) $541{,}09^{a}$ ± 180,31 (1450) n = 322; CV = 33,23 %	0,91 492,85
Bosque seco tropical	73,8	(45) $63{,}6^{a,b}$ ± 8,171 (85) n = 125; CV = 12,85 %	(2,5) $4{,}025^{a}$ ± 0,727 (6,25) n = 50; CV = 18,06 %	(205) $513{,}68^{a}$ ± 145,19 (860) n = 125; CV = 28,26 %	0,86 442,68
Bosque pluvial premontano	22,5	(65) $121{,}5^{c}$ ± 19,775 (175) n = 50; CV = 16,27 %	(5) $6{,}15^{b}$ ± 0,813 (7,5) n = 20; CV = 13,22 %	(370) $668{,}5^{b}$ ± 164,65 (975) n = 50; CV = 24,63 %	5,4 3609,9
Bosque muy húmedo premontano	48,1	(30) $70{,}06^{a,b}$ ± 20,64 (125) n = 250; CV = 29,46 %	(2,5) $4{,}162^{a}$ ± 1,0 (6,25) n = 97; CV = 24,03 %	(240) $677{,}89^{b}$ ± 202,54 (1400) n = 249; CV = 29,88 %	1,46 987,38

NOTA: letras similares representan grupos estadísticamente similares de acuerdo a análisis de varianza y prueba de diferencia de medias (Tukey, α = 0,01).

CUADRO 5. Valores promedio de frecuencia y diámetro de vasos, longitud de elementos de los vasos (LEV) e índices de vulnerabilidad (IV) y mesomorfía (IM) para seis zonas de vida de Venezuela.

ZONA DE VIDA	VASOS/mm^2	DIÁMETRO VASOS (µm)	LEV (µm)	IV, IM
Bht *	12,42	154,62	443,4	45,96 18786,74
Bst**	10,22	145,72	404,82	45,95 20914,2
Bmst***	66,79	57,95	255,53	1,31 308,81
Bpm****	17,39	124,04	696,89	15,6 8252,29
Bst-Bht*****	17,26	135,49	387,07	25,48 9462,96
Bht-Bhp*****	19,46	112,21	535,32	13,49 6233,38

*Bosque húmedo tropical, Reserva Forestal Ticoporo, Barinas, Venezuela (León 2013). **Bosque seco tropical, El Caimital, Barinas Venezuela (León 2005). ***Bosque muy seco tropical, Mamo, Miranda, Venezuela (Lindorf 1994). ****Bosque pluvial montano, La Mucuy, Mérida, Venezuela (Pérez 1989). *****Transición bosque seco tropical-bosque húmedo tropical, Caparo, Barinas, Venezuela (León 2014). ***** Transición bosque húmedo tropical-bosque húmedo premontano, El Dorado-Santa Elena de Uairén, Bolívar, Venezuela (León 2016).

representantes de Rubiaceae muestran un alto grado de xeromorfismo y su comportamiento se asemeja más al que muestran las especies del bosque muy seco tropical ***(CUADRO 5)***. Con respecto al bosque pluvial premontano, Rubiaceae tiene un incremento de 1,29 veces en la frecuencia de poros con respecto al comportamiento general de esa zona de vida ***(CUADRO 5)*** y mantiene valores similares en cuanto a diámetro de poros y aunque se observa una reducción del índice de vulnerabilidad en 2,89 veces, el comportamiento manifiesta similitudes en su orientación al mesomorfismo.

Tomando en consideración los valores obtenidos para diferentes zonas de vida en Venezuela, el comportamiento de Rubiaceae se acerca a los valores promedio de bosque muy seco tropical reportados por Lindorf (1994). Esto indica que las especies de la familia Rubiaceae, aun cuando se desarrollen en áreas con una alta disponibilidad de humedad, para garantizar su establecimiento requieren de un sistema de conducción con características que garantizan la seguridad en el movimiento de agua y sales minerales y para ello muestran tendencia a una alta frecuencia de vasos, diámetro reducido, alta agrupación, punteaduras pequeñas a diminutas y algunas veces lo complementan con el desarrollo de estructuras especiales como células radiales perforadas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, E. & V. ANGYALOSSY-ALFONSO. 2000. Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. I.Growth ring and vessels. *IAWA J.* 21: 3-30.

BAAS, P. & F. SCHWEINGRUBER. 1987. Ecological trends in the wood anatomy of trees, shrubs and climbers from Europe. *IAWA Bull. n.s.* 8: 245-274.

BALDIN, T., J. CARDOSO. 2015. Anatomia da madeira de ***Calycophyllum candidissimum*** (Vahl) DC. (Rubiaceae). Balduinia 48: 23-28. doi: 10.5902/2358198018008

BARROS, C., M. MARCON-FERREIRA, C. CALLADO, H.PINTO LIMA, M. DA CUNHA, O. MARQUETE & C. GONCALVES. 2006. Tendencias ecológicas na anatomia da madeira de espécies da comunidade arbórea da reserva biológica de Poco Das Antas, Rio de Janeiro, Brasil. *Rodriguésia* 57: 443-460.

CARLQUIST, S. 1977. Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *Amer. J . Bot*. 64: 887-896.

CARLQUIST, S. 2001. *Comparative wood anatomy*. Springer Verlag. 2da edición. New York, USA. 448 p.

CARLQUIST, S. & D. HOEKMAN. 1985. Ecological Wood anatomy of the woody southern californian flora. *IAWA Bull.* n.s. 6: 319-347.

EWEL, J., A. MADRIZ & J. TOSI. 1976. *Zonas de vida de Venezuela*. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Caracas, Venezuela. 270 p.

EWERS, F. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees and lianas. *IAWA Bull.* n.s. 6: 309-317.

IAWA COMMITTEE. 1989. IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* 10: 220-332.

JANSEN, S., E. ROBBRECHT, H. BEECKMAN & E. SMETS. 2002. A survey of the systematic wood anatomy of the Rubiaceae. *IAWA J.* 23:1-67.

KOEK-NOORMAN, J. 1969a. A contribution to the wood anatomy of South America (chiefly Suriname) Rubiaceae I. *Acta Bot. Neerl*. 18: 108-123.

KOEK-NOORMAN, J. 1969b. A contribution to the wood anatomy of South America (chiefly Suriname) Rubiaceae II. *Acta Bot. Neerl*. 18: 316-334.

KOEK-NOORMAN, J. 1970. A contribution to the wood anatomy of the Cinchoneae, Coptosapelteae and Naucleeae (Rubiaceae). *Acta Bot. Neerl*. 19: 154-164.

LENS, F., S. JANSEN, E. ROBBRECHT & E. SMETS. 2000. Wood anatomy of the Vanguerieae (Ixoroideae-Rubiaceae), with special emphasis on some geofrutices. *IAWA J.* 21: 443-455.

LEÓN H., W. 2005. Anatomía ecológica del xilema secundario de un bosque seco tropical de Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 28: 257-274.

LEÓN H., W. 2011. Anatomía de la madera de 31 especies de la familia Rubiaceae en Venezuela. *Acta Bot. Venez.* 34: 347-379.

LEÓN H., W. 2013. Ecoanatomía de la madera en un bosque húmedo tropical de la Reserva Forestal Ticoporo (Barinas, Venezuela*). Rev. Forest. Venez.* 57: 115-129.

LEÓN H., W. 2014. Elementos xilemáticos de conducción en 69 especies leñosas de la Reserva Forestal Caparo (Barinas, Venezuela). *Acta Bot. Venez.* 37: 91-121.

LEÓN H., W. 2016. Caracterización de elementos xilemáticos de conducción de 40 especies de El Dorado-Santa Elena de Uairén, estado Bolívar, Venezuela. *Pittieria* 40: 28-53.

LINDORF, H. 1994. Eco-anatomical wood features of species from a very dry tropical forest. *IAWA J.* 15: 361-376.

PÉREZ M., A. 1989. Caracterización ecoanatómica del leño de 40 especies del bosque La Mucuy, estado Mérida, Venezuela. *Rev. Fores. Venez.* 33: 43-51.

SCHOLZ, A., M. KLEPSCH, Z. KARIMI & S. JANSEN. 2013. How to quantify conduits in wood? *Front. Plant Sci.* 4:56. doi: 10.3389/fpls.2013.00056.

TAYLOR, C. 2005. Rubiaceae. In: *Nuevo catálogo de la flora vascular de Venezuela*. (O. Hokche, P. Berry & T. Lasser, eds.), pp. 576-597. Fundación Instituto Botánico de Venezuela. Caracas, Venezuela.

TAYLOR, C., J. STEYERMARK, P. DELPRETE, A. VINCENTINI, R. CORTÉS, D. ZAPPI, C. PERSSON, C. BESTETTI & E. ARAUJO DA ANUNCIACAO. 2008. Rubiaceae. In: *Flora of the Venezuelan Guayana Volume 8: Poaceae-Rubiaceae*. (P. Berry, K. Yatskievych & B. Holst, eds.), pp. 497-847. Missouri Botancal Garde. St. Louis, USA.

VEILLON, J.1994. *Especies forestales autóctonas de los bosques naturales de Venezuela*. Instituto Forestal latinoamericano.2da edición. Mérida, Venezuela. 226 p.